*Bull. Ecol.*, 1977, t. 8, 1, p. 11-21.

# ACTION DES PEUPLEMENTS DE *CALAMAGROSTIS EPIGEIOS* (L.) ROTH, DANS LA DYNAMIQUE DES ÉCOSYSTÈMES DE LA FORÊT DE FONTAINEBLEAU

## I. RÔLE DANS LE CYCLE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE ET DES BIOÉLÉMENTS MAJEURS

par André FAILLE

*Laboratoire d'Ecologie végétale, Université de Paris-Sud, Bâtiment 431, 91405 Orsay Cedex.*

RÉSUMÉ

*La strate herbacée, facteur déterminant de l'évolution des humus, est représentée presque exclusivement par* Calamagrostis epigeios *(L.) Roth. dans les clairières sur moder. Cette espèce assure là, à elle seule, le cycle des bioéléments.*

*La production d'organes aériens, leur teneur en éléments minéraux majeurs et leur vitesse de décomposition sont évaluées. Les résultats, comparés à ceux obtenus sous futaie, indiquent un ralentissement du turnover dans les parties épigées lorsque la graminée a succédé aux arbres.*

*Les biomasses de racines et de rhizomes, ainsi que la teneur en éléments biogènes de ces organes sont déterminées. Elles conduisent à une évaluation du stock d'éléments immobilisés dans les parties hypogées.*

SUMMARY

Action of *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. populations on the dynamics of ecosystems of Fontainebleau Forest.

I. Role in the organic matter and major bioelement cycle

*The grass stratum, essential factor of the humus evolution, is entirely composed of* Calamagrostis epigeios *(L.) Roth. in glades where humus is a moder. Thus, this species ensures, alone, the cycle of the bioelements.*

*The production of above ground organs, their content in major mineral elements and their breakdown velocity are estimated. The data, compared to those obtained under tall tree forest, indicate a slowdown of turnover in the upperground parts of the phytocenosis where Calamagrostis has succeeded to trees.*

*Root and rhizome biomass, as well as the content in biogenic elements of these organs are determined. This leeds to an estimation of the amount of elements immobilized in the underground parts.*

REMERCIEMENTS

Le présent travail a été partiellement réalisé, en ce qui concerne l'étude des biomasses, avec la collaboration amicale de M. Fardjah, ingénieur agronome. Nous tenons à lui exprimer ici nos remerciements.

Nous remercions également M. Legay, technicien CNRS, pour la collaboration qu'il a apportée à nos analyses.

## INTRODUCTION

La dynamique des écosystèmes forestiers comporte, outre l'évolution vers le climax ou la divergence vers d'autres termes, un processus cyclique lié au renouvellement du peuplement ligneux. La disparition des grands arbres qui en constitue la première étape est un phénomène généralement brutal entraînant de profondes modifications de l'ambiance climatique et, par voie d'enchaînement, de l'écosystème tout entier.

Nous avons vu (FAILLE, 1975 a et b), à la suite de DUCHAUFOUR (1953) notamment, quelles pouvaient être les répercussions sur l'humus de l'ouverture de clairières. La strate herbacée est de toute évidence un facteur déterminant de l'évolution. Une graminée héliophile sociale, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., le « roseau des bois », nous a alors paru jouer un rôle particulier, notamment sur moder ou elle semblait intervenir comme un facteur favorable, évitant l'augmentation du rapport C/N et favorisant l'activité biologique.

S'installant à la faveur de coupes ou de l'ouverture naturelle de clairières, *Calamagrostis epigeios* forme des peuplements d'autant plus étendus et plus denses que la disparition des arbres laisse pénétrer plus largement le rayonnement solaire direct. Apparemment peu exigeant en ce qui concerne les conditions édaphiques, il n'est guère exclu que des podzols et des sols podzoliques à humus de type mor. Sur les autres sols il peut entrer en compétition avec les herbes silvatiques dont certaines, telles *Brachypodium silvaticum* ou *Festuca heterophylla,* bénéficient également du surcroît énergétique. Cette concurrence, à peu près inexistante sur les moder des sols ocre podzolique ou lessivé-podzolique à strate herbacée silvatique très pauvre, n'est pas négligeable sur les sols lessivés à mull. Toutefois, elle se solde généralement par la victoire du roseau des bois qui constitue alors des peuplements denses, à peu près purs, dans lesquels ne subsistent plus que quelques rares et chétifs individus d'autres espèces. La régénération des arbres y est elle-même extrêmement difficile, comme en témoigne la rareté des jeunes plants ligneux.

Ainsi, à la phytocoenose forestière se substitue localement et de manière plus ou moins durable une formation herbacée évoquant un système prairial.

Les faciès à *Calamagrostis epigeios* des clairières représentent donc, dans la dynamique des écosystèmes de la forêt de Fontainebleau, un stade particulièrement critique méritant une étude particulière.

Nous tentons, dans le présent travail, d'apprécier le rôle du *Calamagrostis epigeios* dans le cycle de la matière organique et des bioéléments majeurs, en évaluant :

— la production annuelle d'organes aériens,
— la biomasse souterraine,
— la teneur en éléments minéraux majeurs (N, P, K, Ca et Mg) des organes aériens et souterrains,
— la vitesse de décomposition de la litière et de libération des éléments.

Ainsi pensons-nous pouvoir juger de la part prise par le roseau des bois dans les cycles biogéochimiques sans toutefois envisager l'établissement de bilans complets au niveau des peuplements, ce qui eut exigé l'évaluation des apports extérieurs (précipitations, poussières,...) et des pertes (pluviolessivage, drainage).

## MÉTHODES

### 1. *Production d'organes aériens.*

L'évaluation précise de la production aérienne primaire nette doit tenir compte du fait que croissance et mortalité sont continues du printemps à l'automne (WIEGERT et EVANS, 1964; BRADBURY et HOFSTRA, 1976). Différentes méthodes de récolte et de calcul ont été proposées (SINGH et al., 1975). Elles imposent pour la plupart, des mesures nombreuses et répétées dans le temps, impliquant, par là, de pouvoir disposer de surfaces échantillons étendues, situées dans des « environnements » comparables. Ces conditions étant rarement réalisées en forêt de Fontainebleau, nous nous sommes limité à une

estimation de la biomasse en fin de période de croissance de la plante, soit au mois de septembre.

Pour cela nous avons coupé au ras du sol toutes les parties vertes poussant dans des surfaces échantillons carrées de 50 cm de côté. Le nombre de surfaces a varié de 4 à 20 par peuplement en fonction de l'extension de ceux-ci. Les biomasses ont été déterminées après séchage à l'étuve à 85 °C.

Selon un travail antérieur (DURANTON, 1969) où fut appliquée la méthode de WIEGERT et EVANS, on peut estimer à 20 % de la biomasse en fin de croissance la quantité de matière qui a été produite et est morte au cours de la saison de végétation. Nous avons retenu cette valeur pour calculer la production annuelle.

2. *Biomasses souterraines.*

L'évaluation de la production de racines dans les conditions naturelles est certainement un des aspects les plus difficiles de l'étude des écosystèmes. Diverses méthodes ont été envisagées (LIETH, 1968; NEWBOULD, 1968); il semble bien que jusqu'à présent, aucune n'ait apporté de solution réellement satisfaisante (HEAD,1971).

Nous nous sommes donc limité à une estimation de la biomasse des racines et des rhizomes dans des peuplements bien développés et aussi purs que possible. Encore ne pouvons-nous prétendre fournir des valeurs très précises en ce qui concerne les racines, en raison des difficultés qu'il y a d'une part à les isoler totalement, notamment les fines radicelles, d'autre part à séparer rigoureusement les racines du roseau des bois de celles de quelques autres espèces croissant en sa compagnie.

Quatre peuplements de Calamagrostis ont été explorés. Deux d'entre eux (1 et 2), situés dans des parcelles exemptes d'arbres depuis plusieurs années, furent étudiés en octobre 1974, c'est-à-dire à la fin de la période de végétation. Les deux autres l'ont été en mars 1975; ils sont situés, l'un (3) au voisinage des précédents, l'autre (4) dans une vaste clairière des Réserves Biologiques. Les sols des quatre stations sont très comparables, de type lessivé, d'une épaisseur de 70 à 90 cm au-dessus du calcaire de Beauce.

*Mode de prélèvement* : les prélèvements ont tous été effectués selon un échantillonnage systématique en quadrillant, avec une maille de 10 cm, le front d'une tranchée. Celle-ci, de 50 cm de large, avait une profondeur variable selon les stations mais intégrant toujours la totalité des horizons A et B.

Deux modalités de prélèvement ont été utilisées :

1. Découpage, à l'aide d'un truelle, de cubes de 10 cm de côté. Nous avons ainsi enlevé une tranche de 10 cm d'épaisseur sur toute la surface du front de tranchée.
2. Prélèvement au moyen d'un cylindre en acier de 250 $cm^3$ au centre de chaque carré de 10 cm.

Dans les deux cas le nombre de prélèvements a été doublé pour le niveau supérieur (0 à – 10 cm) qui renferme l'horizon $A_1$.

L'analyse de variance n'a pas révélé de différences significatives entre les deux techniques de prélèvement.

*Extraction et tri des racines* : les racines ont été extraites de la terre par lavage sous l'eau courante des blocs (cubes ou cylindres) prélevés in situ. Ceux-ci étaient placés dans un tamis de maille 2 mm disposé au-dessus d'une cuvette. Seuls des fragments de fines radicelles passaient alors à travers les mailles du tamis, leur poids est négligeable au regard de la masse récupérée.

Les particules étrangères — fragments de feuilles, d'écorce, de bois, de racines d'arbres, etc. — ont été éliminées manuellement.

*Expression des résultats* : Nous avons évalué pour chaque prélèvement (cube ou cylindre) le poids de matière sèche après séjour à l'étuve à 85 °C et le poids de cendres après passage au four à 750 °C. Le pourcentage de cendres est élevé, mais très variable (15 à 50 % du poids sec), ce qui traduit une impossibilité matérielle à débarrasser totalement les racines des particules minérales qui y adhèrent. Nous exprimerons donc les résultats en poids de matière organique (matière sèche – cendres) rapporté au mètre carré de terrain.

3. *Décomposition des litières.*

Nous avons suivi l'évolution des feuilles de Calamagrostis — à l'exclusion des chaumes — au cours de leur décomposition dans deux peuplements différents : l'un sur mull acide, l'autre sur moder.

Les feuilles, prélevées aussitôt après leur jaunissement total en novembre, ont été mises en place selon la méthode de BOCOCK et GILBERT (1957) dans des sacs en grillage plastique appliqués sur le sol.

Nous avons choisi une dimension de maille assez faible (5 mm) de manière à éviter au maximum les pertes. Elle fut suffisante cependant pour permettre le passage de la micro et mésofaune; nous avons, en effet, fréquemment observé, dans le contenu des sacs relevés, des arthropodes variés et des turricules de vers de terre.

Chaque sac, de 15 × 25 cm, contenait initialement une quantité de feuilles équivalant à 5 g de matière sèche. La densité de la litière dans les sacs correspondait ainsi sensiblement à sa densité naturelle dans les deux peuplements étudiés. Il convient cependant de remarquer que la litière se trouvait alors au contact du sol dès sa mise en place, en décembre, tandis qu'elle ne l'atteint normalement que très progressivement et assez tardivement; de nombreuses feuilles mortes demeurent, en effet, plus ou moins dressées jusqu'au printemps.

Dans chacune des deux stations, 24 sacs ont été mis en place, sur la litière de l'année précédente, au mois de décembre 1971. Périodiquement (tous les trois mois au cours de l'année 1972 puis tous les six mois jusqu'en décembre 1974) nous avons relevé trois de ces sacs en vue de déterminer le poids et la teneur en éléments minéraux des litières qu'ils contenaient.

4. *Teneurs en azote et en éléments minéraux.*

Les dosages ont été réalisés :

— sur des prélèvements de parties aériennes effectués en fin de période de végétation
— sur les litières récoltées après leur jaunissement puis au cours de leur décomposition
— sur des échantillons de rhizomes et de racines prélevées à différents niveaux.

Le matériel ayant été broyé et séché à 100 °C, nous avons évalué :

— la matière organique par passage au four à 700 °C;
— l'azote total selon la méthode de Kjeldahl;
— les éléments minéraux majeurs : P (dosage colorimétrique par le métavanadomolybdate d'ammonium); K, Ca et Mg (spectrophotomètre à absorption atomique).

## RÉSULTATS

### A. — ORGANES AÉRIENS.

1. *Biomasse et production.*

Nos mesures ont porté sur 16 peuplements âgés répartis sous différentes conditions de sol et d'exposition. Compte tenu de la diversité des facteurs du milieu, les valeurs obtenues sont très variables : de 12 à 275 $g \cdot m^{-2}$ par peuplement. Les deux peuplements jeunes étudiés par DURANTON avaient atteint 295 et 566 $g \cdot m^{-2}$. La moyenne de résultats aussi différents ne présente guère d'intérêt.

Si l'on envisage seulement les peuplements bien exposés, localisés sur sols peu ou non podzolisés, installés depuis plusieurs années et ne s'étendant plus, on peut retenir 250 $g \cdot m^{-2}$ comme valeur moyenne de la biomasse en fin de période de croissance.

Nous avons vu que, dans ces conditions de milieu, les organes développés et morts pendant la période de croissance représentent environ 20 % de cette biomasse. Nous sommes ainsi amené à estimer la production annuelle d'organes aériens à environ 300 $g \cdot m^{-2}$, soit 3 tonnes à l'hectare.

La biomasse d'organes aériens nous est apparue du même ordre de grandeur dans les peuplements

installés en clairières de parcelles boisées et dans les peuplements ayant envahi des secteurs coupés à blanc.

2. *Composition minérale.*

Les teneurs en N et en éléments minéraux des organes aériens de *Calamagrostis epigeios* ont été évaluées sur des prélèvements provenant de 7 peuplements bien développés installés sur des sols divers.

Les valeurs obtenues varient assez peu d'un peuplement à l'autre. Nous en donnons par conséquent les moyennes, exprimées en ‰ de la matière sèche, accompagnées des écarts types :

| Eléments | Cendres totales | N | P | K | Ca | Mg |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Moyennes | 61,6 | 8.72 | 0,47 | 10,45 | 2,88 | 0,57 |
| Ecart-type | 10,36 | 0,99 | 0,11 | 1,36 | 0,08 | 0,11 |

Sur la base de 300 $g \cdot m^{-2}$ que nous avons retenue pour la production annuelle de matière sèche aérienne, on peut estimer l'importance des éléments stockés dans cette partie de l'écosystème et faisant annuellement retour au sol :

| Eléments | N | P | K | Ca | Mg |
|---|---|---|---|---|---|
| Stock "aérien" en $g.m^{-2}$ | 2,62 | 0,14 | 3,13 | 0,86 | 0,17 |

B. — ORGANES SOUTERRAINS.

1. *Biomasses.*

Les résultats obtenus dans les quatre peuplements étudiés ont été comparés au moyen de l'analyse de variance, d'une part pour le niveau 0-10 cm dans lequel est entièrement inclus l'horizon $A_1$; d'autre part pour l'ensemble du profil jusqu'à 60 cm, profondeur minimum explorée.

a) *Racines*

Comprises entre 188,20 et 241,60 g de matière organique par $m^2$ dans le niveau 0-10 cm, les biomasses de racines ne sont pas ici significativement différentes. On peut donc retenir comme valeur moyenne 217 $g \cdot m^{-2}$ avec un coefficient de variation de 4,66 %.

Pour l'ensemble 0-60 cm, les résultats sont plus variables (286,9 à 437,9 $g \cdot m^{-2}$). Une divergence — significative au seuil de probabilité 0,05 — apparaît entre eux; elle est due essentiellement à la relative pauvreté du niveau 10-60 cm de la station 3.

La variabilité entre peuplements s'accentue encore quand on envisage la totalité des profils. Ainsi les stations 1 et 4, pour lesquelles les prélèvements ont été effectués jusque dans le sable calcaire qui surmonte directement la table de calcaire de Beauce (profondeurs respectives 90 et 80 cm), ont fourni : 1 : 650 g et 4 : 395 g de matière organique par $m^2$.

Si l'on compare ces dernières valeurs, obtenues sur l'ensemble des profils, à celles relevées dans le seul niveau 0-10 cm des mêmes peuplements (1 : 188 g et 4 : 236 g), on voit qu'une proportion très importante, mais également très variable (30 à 60 %), de la biomasse de racines est concentrée dans l'horizon humifère.

b) *Rhizomes.*

Nous avons évalué globalement la biomasse des rhizomes *sensu stricto* et des parties souterraines des tiges dressées. Les valeurs obtenues dans les quatre peuplements ne sont pas significativement différentes; leur moyenne est de 150,3 $g \cdot m^{-2}$ avec un coefficient de variation de 8,08 %.

2. *Eléments minéraux.*

Les bioéléments majeurs ont été dosés, pour les deux peuplements étudiés en mars (3 et 4), d'une part dans les rhizomes, d'autre part dans les racines prélevées à trois niveaux différents : 0-5, 5-10, puis de 10 cm à la base du profil.

Les résultats obtenus sont exprimés en ‰ de la matière organique. Ils ne diffèrent sensiblement d'un peuplement à l'autre qu'en ce qui concerne les teneurs des racines en N et Ca. Les courbes de la figure 1 montrent, outre ces différences, que la teneur des racines en éléments minéraux augmente avec la profondeur.

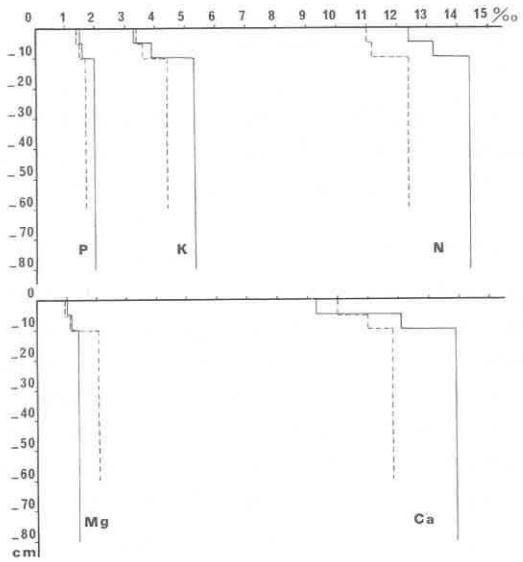


FIG. 1. — Variation, en fonction de la profondeur, de la teneur des racines en éléments minéraux (‰ de la matière organique) sous deux peuplements de *Calamagrostis epigeios*. (Prélèvements effectués en mars).

-------- Peuplement à découvert.
——— Peuplement de clairière, partiellement ombragé en fin de journée.

Nous présentons dans le tableau 1 l'ensemble des résultats obtenus pour le peuplement de clairière (4), le plus riche tant en ce qui concerne les biomasses de racines que les teneurs de celles-ci en éléments. On y trouvera d'une part les teneurs propres des organes (en ‰ de la matière organique), d'autre part les stocks d'éléments (en $g\,m^{-2}$) que ceux-ci représentent.

Le second peuplement (3) montrait un profil un peu moins profond et dans lequel les biomasses de racines étaient plus faibles dans les niveaux inférieurs à 10 cm. De ce fait les masses d'éléments minéraux stockés dans les organes souterrains sont moindres (Tableau 2). Cependant, les différences demeurent faibles si l'on ne considère que les horizons humifères (niveau 0-10 cm).

## C. — DÉCOMPOSITION DES LITIÈRES.

### 1. *Perte de poids.*

Les courbes de la figure 2 expriment l'évolution du poids de matière organique contenue dans les sacs.

TABLEAU I

*Bioéléments majeurs stockés dans les organes souterrains d'un peuplement de* Calamagrostis epigeios *de clairière (peuplement 4).*

| Organes et niveaux | Teneur des organes souterrains en éléments minéraux (‰ de la matière organique) | | | | | Masses de matière organique et d'éléments minéraux stockés dans les organes souterrains (g par m² de sol) | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | N | P | K | Ca | Mg | Mat. organ. | N | P | K | Ca | Mg |
| Rhizomes (0 – 10) | 11,62 | 1,21 | 2,94 | 7,88 | 0,89 | 182,7 | 2,12 | 0,22 | 0,54 | 1,44 | 0,16 |
| Racines | | | | | | | | | | | |
| 0 – 5 cm | 12,39 | 1,49 | 3,29 | 9,33 | 1,04 | 184,1 | 2,28 | 0,27 | 0,60 | 1,72 | 0,19 |
| 5 – 10 | 13,24 | 1,60 | 3,93 | 12,11 | 1,20 | 51,7 | 0,68 | 0,08 | 0,20 | 0,63 | 0,06 |
| 10 – 80 | 14,42 | 2,03 | 5,35 | 13,92 | 1,43 | 156,5 | 2,26 | 0,32 | 0,84 | 2,18 | 0,22 |
| Total Racine + Rhizomes Niveau 0 – 10 cm | | | | | | 418,5 | 5,08 | 0,57 | 1,34 | 3,79 | 0,41 |
| Ensemble du profil | | | | | | 575,0 | 7,34 | 0,89 | 2,18 | 5,97 | 0,63 |
| Niveau 0 – 10 en % de l'ensemble du profil | | | | | | 72,8 | 69,2 | 64,0 | 61,5 | 63,5 | 65,1 |

TABLEAU II

*Eléments stockés dans les organes souterrains d'un peuplement de* Calamagrostis epigeios *à découvert (Peuplement 3).*

| | Mat. org. | N | P | K | Ca | Mg |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Niveau 0-10 cm | 359,8 | 4,01 | 0,48 | 1,17 | 3,47 | 0,39 |
| Ensemble du profil (0-60 cm) | 430,8 | 4,89 | 0,60 | 1,48 | 4,31 | 0,48 |
| Niveau 0-10 en % de l'ensemble | 83,5 | 82,0 | 80,0 | 79,0 | 80,5 | 81,2 |

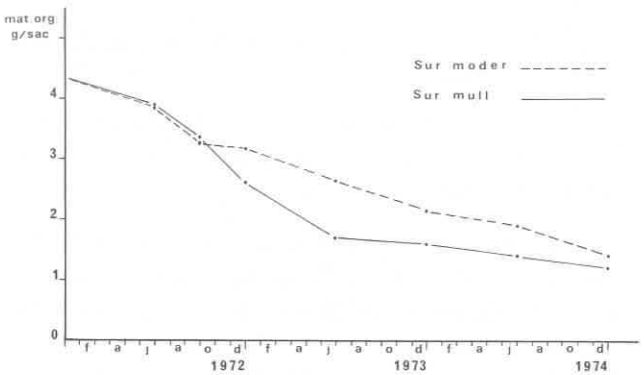


FIG. 2. — Evolution du poids de matière organique contenue dans les sacs de litière en décomposition.

Pendant les trois années qu'a duré l'expérience la vitesse de décomposition fut sensiblement constante sur moder. La courbe relative au peuplement sur mull, d'abord confondue avec la précédente, s'en détache assez nettement après le 9e mois, traduisant une certaine accélération. Le phénomène semble avoir ensuite ralenti, de sorte qu'au terme des trois années il restait dans les sacs des poids de matière organique assez comparable sur mull et sur moder.

L'extrapolation des courbes conduit à estimer à quatre ans au moins la durée de décomposition totale des feuilles de Calamagrostis. Ce temps est confirmé par le fait que l'on trouvait encore sous les derniers sacs relevés, en décembre 1974, des fragments reconnaissables de la litière de 1970 sur laquelle nous avions disposé les sacs.

A défaut de pouvoir matériellement déterminer la durée de décomposition totale des litières, on a coutume depuis OLSON (1963) d'évaluer le temps de demi décomposition qui constitue, selon cet auteur, un bon paramètre descriptif, même dans les cas où un modèle exponentiel ne peut être rigoureusement appliqué. Les courbes de la figure 2 permettent d'évaluer ce temps à 15 mois sur mull et à 2 ans sur moder.

2. *Evolution des bioéléments majeurs.*

La teneur en azote des litières, rapportée à la matière organique, a évolué de manière comparable dans les deux stations pendant deux ans et demi (fig. 3).

Les neuf premiers mois sont caractérisés par une diminution conduisant à un taux de l'ordre de 70 %

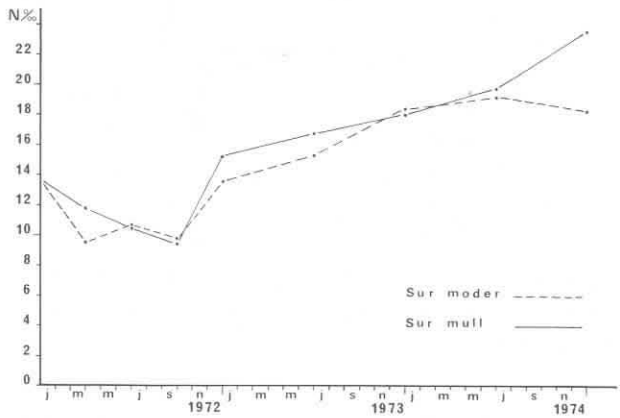


FIG. 3. — Evolution de la teneur en azote (‰ de la matière organique) de litière de Calamagrostis en décomposition sur deux types d'humus..

de la valeur initiale. Un retour rapide à cette dernière apparaît ensuite durant l'hiver puis la matière organique continue progressivement à s'enrichir en azote : cependant, dans la litière reposant sur moder, un palier semble atteint à 140 % du taux initial, vers le milieu de la troisième année.

Les courbes de la figure 4 permettent de suivre l'évolution de la quantité d'éléments contenus dans

les sacs. Caractérisée par une baisse générale, cette évolution a toutefois différé d'un élément à l'autre et, pour certains d'entre eux, d'une station à l'autre.

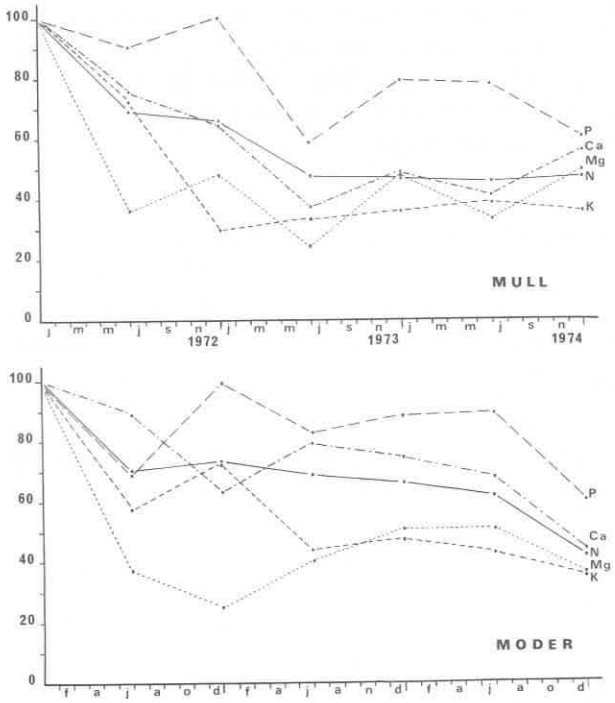


FIG. 4. — Evolution des bioéléments majeurs (en % de la quantité initiale) dans des litières de Calamagrostis en décomposition sur deux types d'humus.

Le phosphore disparaît le plus lentement et de manière assez régulière et comparable sur mull et sur moder.

Le magnésium qui subit, au contraire, les pertes les plus rapides (65 % en 6 mois), évolue également de façon semblable sur les deux types d'humus.

Pour les autres éléments (N, Ca et K), la chute de poids a été initialement plus rapide sur mull, où le taux final est à peu près atteint en un an et demi, que sur moder où la réduction est plus progressive.

## DISCUSSION

L'observation d'un assez grand nombre de peuplements de *Calamagrostis epigeios,* telle que nous l'avons menée pour l'évaluation de la production d'organes aériens fait apparaître une importante variabilité. Celle-ci nous semble pouvoir être imputée à trois types de facteurs :

1. L'exposition joue certainement le rôle principal : les valeurs les plus faibles ont été obtenues dans de petites clairières, peu ou pas ensoleillées, alors que les plus fortes étaient relevées en situation très découverte. Ceci illustre bien le caractère essentiellement héliophile du roseau des bois.

2. Les conditions édaphiques interviennent également : ainsi que nous l'avons dit dès l'introduction, le *Calamagrostis* est à peu près exclu des sols à profil très évolué, podzols et sols podzoliques. On ne l'y rencontre — rarement — qu'en situation très ensoleillée et ses peuplements sont alors de dimensions très réduites et de densité très faible.

Il serait sans doute intéressant, dans le cadre d'une étude autécologique de cette espèce, d'envisager les corrélations entre facteurs climatiques et édaphiques.

3. L'âge des peuplements pourrait également influer sur la biomasse : celle-ci augmente évidemment au cours des premières années qui suivent l'installation de l'espèce jusqu'à atteindre un palier. Il semblerait — mais nous n'avons pu disposer d'un nombre suffisant de peuplements bien datés pour le vérifier — qu'elle diminue ensuite au cours du vieillissement. Cette hypothèse est fondée sur deux éléments d'information :

a) Cl. JACQUIOT (communication orale) a observé, il y a plusieurs années déjà, le dépérissement par le centre de très vieux peuplements installés à la faveur de coupes. Sans toutefois remarquer le même phénomène au niveau des organes végétatifs, nous avons personnellement noté une perte de fertilité chez certains vieux peuplements : les épis, plus denses à la périphérie, donc dans les parties jeunes, dessinent alors une couronne.

b) Le travail de DURANTON, déjà cité, de six ans antérieur au nôtre, donne des valeurs de production aérienne nettement supérieures (296 et 566 g/m$^2$ contre 194 et 221 g/m$^2$) pour deux peuplements situés dans la même parcelle, c'est-à-dire sur le

même sol et dans les mêmes conditions d'exposition. Cette parcelle avait été presque totalement mise à nu par suite de tempêtes survenues au printemps 1967, et l'on peut admettre, compte tenu des observations que nous faisons depuis 1968, que la plupart des peuplements de Calamagrostis se sont développés au cours des deux ou trois années suivantes. Le travail de DURANTON portait donc sur des peuplements très jeunes (2 à 3 ans) alors que ceux que nous avons étudiés dans les mêmes conditions seraient âgés de 6 à 8 ans au moins.

Signalons cependant qu'un facteur externe a pu stimuler la croissance et la production du roseau des bois dans les premières années de son installation : l'importante minéralisation de l'humus qui fait suite aux éclaircies et dont nous avons vu (FAILLE A., 1975 b) qu'elle est de courte durée.

Il nous a paru intéressant de comparer la production aérienne de *Calamagrostis epigeios,* d'une part à celle d'autres formations herbacées naturelles, d'autre part à celle de la futaie à laquelle le roseau des bois succède. Nous nous sommes référé essentiellement, dans le premier cas, aux données assez nombreuses et variées fournies par DUVIGNEAUD (1974) et empruntées à divers auteurs. Parmi les exemples cités, les steppes de Russie et les formes basses de la Prairie américaine, avec des productions aériennes de 3 à 4 t/ha/an nous apparaissent comme les formations naturelles les plus proches des peuplements de Calamagrostis. Une valeur légèrement inférieure, mais également très comparable (245 g/m$^2$/an) est donnée par CALDWELL (1975) comme moyenne de la production aérienne nette de sites herbacés non pâturés étudiés dans le cadre du P.B.I. dans le nord des Etats-Unis.

Les données relatives à la futaie ont été recueillies par G. LEMÉE (1971). Avec 300 g·m$^{-2}$, la production aérienne de Calamagrostis est comparable à celle de litière de feuilles d'arbres (240 à 340 g·m$^{-2}$). Mais à cette dernière il convient d'ajouter la production herbacée qui atteint près de 100 g·m$^{-2}$ dans le faciès à *Brachypodium silvaticum* et celle de bois morts (données en cours de publication). Ainsi, la productivité aérienne des faciès à Calamagrostis — qui sont parmi les plus denses des clairières — n'excède-t-elle pas, en général, les 3/4 de celle des organes caducs des futaies les plus riches. Elle peut, cependant, dépasser sensiblement celle-ci chez certains peuplements jeunes (DURANTON, 1969).

Les biomasses de racines sont très comparables, dans les peuplements que nous avons analysés, en ce qui concerne le niveau 0-10 cm; elles sont, au contraire, assez variables dans les niveaux plus profonds. Le petit nombre de stations étudiées et l'hétérogénéité des résultats obtenus dans chacune d'elles ne permettent pas d'interpréter cette divergence et notamment de la rapporter à des variations saisonnières. L'étude de ces dernières nécessiterait l'exploration systématique d'un grand nombre de stations à diverses périodes de l'année. Elle nous a paru déborder le cadre de ce travail qui était d'obtenir une estimation de la masse de matière organique racinaire notamment au niveau de l'horizon humifère.

La comparaison avec d'autres formations naturelles, telle que nous l'avons effectuée pour les organes aériens, est rendue aléatoire par le fait que nous avons estimé des poids de matière organique alors que les données de la littérature sont généralement exprimées en matière sèche totale. On peut néanmoins tenter une approximation sur la base d'un taux moyen de matière organique évalué (Chapitre consacré aux méthodes) aux 2/3 du « poids sec ». Les deux profils étudiés sur toute leur épaisseur auraient ainsi fourni environ 600 et 900 g de matière sèche d'origine racinaire, valeur faible relativement aux formations steppiques chez lesquelles la biomasse moyenne est, toujours selon les données rapportées par DUVIGNEAUD, de l'ordre de 10 à 20 t/ha. Le rapport Biomasse souterraine/Biomasse aérienne serait ainsi moindre (de l'ordre de 2 à 3) dans les peuplements de *Calamagrostis* que dans les formations steppiques où il est en moyenne de 4 à 5.

L'absence de données sur les biomasses racinaires des essences ligneuses ne permet pas une comparaison rigoureuse entre futaie et peuplement de Calamagrostis. On peut cependant mettre en parallèle la

biomasse souterraine des peuplements de roseau des bois et celle des graminées silvatiques. Selon les données communiquées par G. LEMÉE, cette dernière serait de l'ordre de 60 à 75 $g \cdot m^{-2}$ dans les faciès à *Melica uniflora,* de 30 à 50 $g \cdot m^{-2}$ dans ceux à *Brachypodium silvaticum* et de 100 à 170 $g \cdot m^{-2}$ sous *Festuca heterophylla.*

Les peuplements de *Calamagrostis epigeios* représentent donc une biomasse souterraine cinq à dix fois plus élevée que ceux des graminées silvatiques.

L'importance relative du roseau des bois dans le cycle des bioéléments ressort de la comparaison avec les espèces dominantes de futaie : Hêtre et graminées silvatiques. Les données relatives à ces dernières ont été publiées par G. LEMÉE (1971).

Par rapport à la litière de Hêtre, celle de *Calamagrostis* est beaucoup plus pauvre en Ca. Ce caractère, général aux graminées, peut encore être accusé ici par le fait que les racines du roseau des bois n'atteignent que rarement le substrat calcaire, alors que celles des arbres s'étalent largement à sa surface. La litière de *Calamagrostis* est également nettement plus pauvre que celle du Hêtre en Mg et un peu en N; par contre, elle renferme environ cinq fois plus de K, cependant que les teneurs en P sont comparables.

Par la pauvreté en Ca de sa litière, *Calamagrostis epigeios* appartient bien aux graminées oligocalciphores de P. DUVIGNEAUD (1970). A l'intérieur de ce groupe, sa teneur en les autres éléments minéraux, et notamment en K, est faible, ce qui conduit à rattacher le roseau des bois au sous-groupe des panoligophores. En regard des graminées du sous-bois — Brachypode, Melique et Fetuque — de compositions assez voisines, la litière du *Calamagrostis* est également plus pauvre; seules les teneurs en K sont du même ordre de grandeur.

Comparée à la décomposition des litières d'arbres (G. LEMÉE, 1973) celle du *Calamagrostis* est lente, notamment sur moder où le temps de demi décomposition est de l'ordre de deux ans contre 19 mois pour le Hêtre sur sol semblable.

La vitesse de libération des bioéléments majeurs est également réduite; la différence avec la litière de Hêtre est, là encore, plus sensible sur moder que sur mull. Par ailleurs, nous n'avons jamais observé l'enrichissement absolu en azote noté par G. LEMÉE dans de nombreuses stations de futaie.

Avec une production aérienne quantitativement et qualitativement réduite, une vitesse de décomposition lente par rapport à la futaie, les peuplements de *Calamagrostis epigeios* représentent dans l'évolution cyclique de l'écosystème forêt un stade où le cycle des éléments est généralement ralenti dans la partie épigée : comparées à un faciès de futaie à sol nu, donc pauvre, les retombées annuelles par les litières sont environ cinq fois moindres pour Ca, quatre fois moindres pour Mg, réduites aux trois quarts pour N. Elles sont du même ordre de grandeur pour P. Seul K est recyclé à un rythme beaucoup plus rapide : environ cinq fois.

L'exploration du turnover et de sa modulation dans la partie hypogée de l'écosystème nous demeurent encore inacessibles. A défaut de pouvoir apprécier la durée de vie des organes souterrains *in situ,* nous nous limitons à évaluer le stock d'éléments qui y sont immobilisés, sans pouvoir déterminer le rythme de leur libération.

## BIBLIOGRAPHIE

BOCOCK (K.L.), GILBERT (O..), 1957. — The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil,* **9**, 179-185.

BRADBURY (I.K.), HOFSTRA (G.), 1976. — Vegetation death and its importance in primary production. *Ecology,* **57**, 209-211.

CALDWELL (M.), 1975. — Primary production of grazing lands . in « Photosynthesis and Productivity in different environments ». J.P. COOPER Edit. Cambridge University Press.

DUCHAUFOUR (Ph.), 1953. — De l'influence de la chaleur et des radiations sur l'activation de l'humus forestier. *Rev. For. Fr.,* **5**, 204-212.

DURANTON (J.F.), 1969. — Mesure de la production primaire dans les formations herbacées naturelles. Rapport de stage D.E.A., Ecologie végétale Orsay.

DUVIGNEAUD (P.), DENAEYER-DE-SMET (S.), 1970. — Phytogéochimie des groupes écosociologiques forestiers de Haute Belgique. *OEcol. Plant.,* **5**, 1-32.

DUVIGNEAUD (P.), 1974. — La synthèse écologique. Doin, Paris.

FAILLE (A.), 1975. — a) Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. V. Evolution à court terme des humus à la suite de l'ouverture de clairières. *OEcol. Plant.*, **10**, 43-62.

b) Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VI. Influence tardive du clarièrage sur les humus. *OEcol. Plant.*, **10**, 309-330.

HEAD (C.G.), 1971. — Plant roots, *in* Methods of study in quantitative soil ecology. I.P.B. Handbook n° 18, J. Phillipson Edit.

LEMÉE (G.), BICHAUT (N.), 1971. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. I. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux majeurs. *OEcol. Plant.*, **6**, 133-149.

LEMÉE (G.), BICHAUT (N.), 1973 .— Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la Forêt de Fontainebleau. II. Décomposition de la litière de feuilles des arbres et libération des bioéléments. *OEcol. Plant.*, **8**, 153-174.

LIETH (H.), 1968. — The determination of plant dry matter production with special emphasis in the underground parts. In « Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire ». Unesco, Paris, 179-186.

NEWBOULD (P.J.), 1968. — Methods of estimating root production. In « Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire ». Unesco, Paris, 187-190.

OLSON (J.S.), 1963. — Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, **44**, 322-331.

SINGH (J.S.), LAUENROTH (W.K.), STEINHORST (R.K.), 1975. — Review and assessment of various techniques for estimating net aerial primary production in grassland from harvest data. *The Botanical review*, **41**, 181-232.

WIEGERT (R.G.), EVANS (F.C.), 1964. — Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in south-eastern Michigan. *Ecology*, **45** 49-63.